© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

BERICHTE DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT DER OBERLAUSITZ

Band 20

Berichte der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz 20: 43–50 (Görlitz 2012)

ISSN 0941-0627

Manuskripteingang am 12. 5. 2011
Manuskriptannahme am 9. 8. 2011
Erschienen am 6. 12. 2012

Vortrag zur 21. Jahrestagung der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz am 16. April 2011 in Görlitz

Das Abenteuer Habichtskräuter: Molekularbiologische Untersuchungen in der Oberlausitz und angrenzenden Gebieten

Von JUDITH FEHRER

Mit 2 Abbildungen und 1 Karte

Zusammenfassung

Habichtskräuter der Gattung *Pilosella* Vaill. sind durch ein Miteinander von sexueller und asexueller (apomiktischer) Vermehrung und durch eine Vielzahl von Hybridisierungen gekennzeichnet, die die Analyse der Populationsstruktur und die taxonomische Abgrenzung der Arten enorm erschweren. Bei Arten zweier morphologischer Serien aus Oberlausitz, Erzgebirge, Iser- und Riesengebirge wurden die klonale Struktur und die mütterliche Vererbung mit Hilfe von Multilocus-DNS-Fingerprinting und Chloroplasten-DNS untersucht. Die Analyse der klonalen Struktur apomiktischer Arten konnte zur Klärung einiger taxonomischer Probleme beitragen. Die Anzahl und Verbreitung der Klone zeigte, dass die meisten Arten mehrfach unabhängig, zu verschiedenen Zeiten und in unterschiedlicher Häufigkeit entstanden sind. Entgegen der ursprünglichen Erwartung stellte in vielen Fällen nicht der sexuelle, sondern der apomiktische Kreuzungspartner den mütterlichen Elternteil natürlicher Hybriden dar. Experimentelle Kreuzungen konnten zeigen, dass diese Apomikten eine enorme Vielfalt an Reproduktionsmechanismen aufweisen und dass der Anteil ihrer durch sexuelle Fortpflanzung entstandenen Nachkommen in natürlichen Populationen bei weitem größer ist, als zuvor angenommen.

Abstract

The hawkweed adventure: Molecular investigations in the Oberlausitz and adjacent areas

Hawkweeds of genus *Pilosella* Vaill. are characterized by a combination of sexual and asexual (apomictic) reproduction and abundant hybridization. These features greatly hamper the analysis of their population structure as well as the taxonomic delimitation of the species. Species belonging to two morphological series from the Oberlausitz, the Erzgebirge, the Jizerské hory, and the Krkonoše were analyzed for their clonal structure and maternal inheritance by multilocus DNA fingerprinting and chloroplast DNA. The analysis of the clonal structure of apomictic species contributed to solving some taxonomic problems. The number and geographic distribution of the clones showed that most species had multiple origins and that they originated at different times and with different frequency. Contrary to expectation, in many cases, the apomict involved in a

© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

particular cross represented the maternal parent of the natural hybrids instead of the sexual partner. Experimental crosses showed that these apomicts exhibit an enormous variability with respect to reproductive modes and that in natural populations, the proportion of progeny that originated from sexual reproduction is much larger than previously assumed.

Keywords: *Hieracium*, apomixis, polyploidy, chloroplast haplotypes, hybridization, multilocus fingerprinting.

1 Einleitung

Die Habichtskräuter (Hieraciinae, Lactuceae, Asteraceae) sind als eine taxonomisch besonders komplizierte Gruppe bekannt. Verantwortlich dafür ist ein Zusammenspiel aus länger zurückliegenden und gegenwärtigen Hybridisierungen, Polyploidie und variablem Reproduktionsmodus. Letzterer kann sexuell oder asexuell sein, wobei die Asexualität verschiedene Formen annehmen kann: Vermehrung durch Ausläufer (lokal begrenzte Verbreitung) oder durch Apomixis, d.h. durch Samenbildung ohne Befruchtung, die in Nachkommen resultiert, die mit der Mutterpflanze identisch sind (weite Verbreitung möglich).

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die Gattung *Pilosella*, deren Abtrennung von der Gattung *Hieracium* sich weitgehend durchgesetzt hat (Bräutigam & Greuter 2007). Bei ihr liegt eine fakultative Form der Apomixis vor, die gelegentliche sexuelle Vermehrung (per Samen) nicht ausschließt (Bicknell & Koltunow 2004). Außerdem produzieren diese Pflanzen in aller Regel Pollen, mit dem sie ebenfalls an Hybridisierungen beteiligt sein können. Das taxonomische Konzept von Nägeli & Peter (1885) und Zahn (1921−1923), das in dieser Arbeit verwendet wird, unterscheidet ca. 22 sogenannte Hauptarten, die durch einzigartige Merkmale gekennzeichnet und verhältnismäßig einfach zu bestimmen sind, von etwa 180 sogenannten Zwischenarten, die Merkmalskombinationen aus zwei oder mehr Hauptarten aufweisen. Letztere sind schwierig zu determinieren und – zumindest in der Regel – hybriden Ursprungs. Beiden Gruppen gemeinsam ist das Vorkommen mehrerer Ploidiestufen innerhalb einer Art, wobei es bei den meisten Hauptarten u.a. diploide Populationen gibt, während diese bei den meisten Zwischenarten fehlen. Dominierend sind tetra- und pentaploide Populationen ($2n$=4x=36, $2n$=5x=45). Für einen Überblick über *Pilosella*-Habichtskräuter, siehe Fehrer et al. (2007b).

Häufige Kreuzungen und Rückkreuzungen mit Fixierung einzelner Genotypen durch Apomixis führen oft zu morphologisch fließenden Übergängen zwischen verschiedenen Taxa. Artabgrenzung und Populationsstruktur stellen also eine große Herausforderung für jegliche Form der Untersuchung dar. Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind zwei morphologische Serien von *Pilosella*-Arten, die durch solche Übergänge gekennzeichnet und deren Arten daher taxonomisch schwer abzugrenzen sind. Untersucht wurden hauptsächlich die klonale Struktur der apomiktischen Arten und die mütterliche Vererbung an Populationen aus der Oberlausitz und benachbarten Gebieten (Erzgebirge, Iser- und Riesengebirge).

2 Material und Methodik

Die beiden morphologischen Serien (Abb. 1) bestehen aus den Arten *Pilosella caespitosa* (Dumort.) P. D. Sell & C. West (Hauptart) – *P. glomerata* (Froel.) Fr. (Zwischenart) – *P. cymosa* (L.) F. W. Schultz & Sch. Bip. (Hauptart, aktuell im Untersuchungsgebiet sehr selten, häufiger in angrenzenden Gebieten Tschechiens) bzw. *P. floribunda* (Wimm. & Grab.) Fr. (Zwischenart aus den Hauptarten *P. caespitosa* und *P. lactucella* (Wallr.) P. D. Sell & C. West) – *P. iserana* (R. Uechtr.) Soják (Zwischenart) – *P. piloselliflora* (Nägeli & Peter) Soják (Zwischenart) – *P. officinarum* Vaill. (Hauptart). Von allen Arten wurden mehrere Pflanzen pro Population aus dem gesamten Untersuchungsgebiet gesammelt und im Garten des Naturkundemuseums Görlitz

© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

kultiviert. Die Ploidiestufen wurden durch Chromosomenzählungen (Chrtek et al. 2007) oder mit Hilfe von Durchflusszytometrie (Bräutigam & Bräutigam 1996, Suda et al. 2007) bestimmt, und der Reproduktionsmodus (sexuell oder apomiktisch) wurde experimentell festgestellt (Krahulcová & Krahulec 1999). Außerdem wurden experimentelle Kreuzungen zur Resynthese des Phänotyps der Zwischenarten durchgeführt. Morphologische und floristische Anhaltspunkte für den Hybridursprung wurden ebenfalls berücksichtigt. Herbarbelege der Pflanzen sind in den Herbarien GLM und PRA hinterlegt.

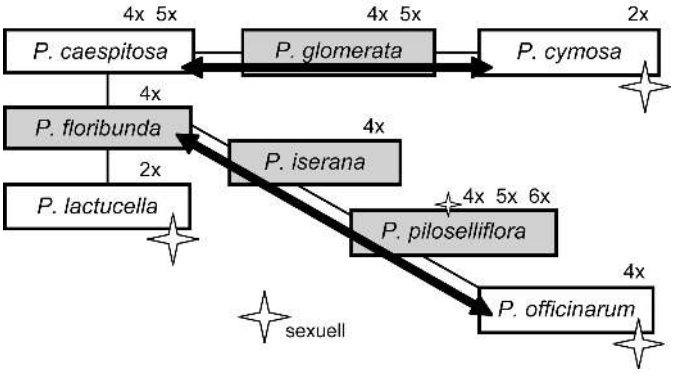


Abb. 1 Diagramm der untersuchten Arten. Weiße Kästen bezeichnen Hauptarten, graue Zwischenarten. Die aufgrund der Morphologie vermuteten Beziehungen der Arten sind durch dünne Verbindungslinien dargestellt, die beiden morphologischen Reihen als Doppelpfeile. Die Ploidiestufen aller in die Untersuchung einbezogenen Populationen sind für die jeweiligen Arten angegeben. *Pilosella cymosa*, *P. lactucella* und *P. officinarum* sind vollständig sexuell, ebenso ein kleiner Teil der tetraploiden Vertreter von *P. piloselliflora*.

Für die molekularbiologischen Untersuchungen wurde DNS aus Blättern nach der Methode von Štorchová et al. (2000) extrahiert. Die klonale Struktur der apomiktischen Arten (*P. caespitosa*, *P. glomerata*, *P. floribunda*, *P. iserana*) wurde qualitativ durch Multilocus-DNS-Fingerprinting mit Hilfe von Mini- und Mikrosatelliten-Sonden bzw. durch Isoenzym-Analysen (*P. piloselliflora*) bestimmt (Fehrer et al. 2005, Wilson et al. 2006). Zur Feststellung der mütterlichen Vererbung wurde ein Abschnitt der Chloroplasten-DNS für einzelne Vertreter aller Arten mit Hilfe der PCR (polymerase chain reaction; Polymerase-Kettenreaktion) vervielfältigt und anschließend sequenziert (Fehrer et al. 2005, 2007a). Basierend auf den Sequenzunterschieden wurde ein RFLP (restriction fragment length polymorphism)-Ansatz entwickelt, bei dem die vervielfältigte DNS in definierte Stücke geschnitten wird, deren Länge und Verteilungsmuster für eine größere Anzahl an Individuen aller Arten analysiert werden konnte (Fehrer et al. 2005, 2007b).

3 Ergebnisse

3.1 Klonale Struktur apomiktischer Arten

Im gesamten Untersuchungsgebiet wurden für *P. caespitosa* lediglich zwei Klone gefunden (Karte 1), die entweder einen tetraploiden oder pentaploiden Chromosomensatz hatten (Fehrer et al. 2005). Eine zuvor provisorisch vorgenommene Unterscheidung verschiedener Unterarten korrelierte nicht mit den beiden Klonen, was sich auch in den Gartenkulturen zeigte, wobei manche morphologischen Unterschiede überhaupt hinfällig wurden. Der pentaploide Klon ist auf das Erzgebirge beschränkt und wahrscheinlich durch Hybridisierung mit *P. cymosa* entstanden (Fehrer et al. 2005). Morphologisch stellt er bereits einen Übergang zu *P. glomerata* dar. Der

© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

tetraploide Klon kommt im gesamten Untersuchungsgebiet und darüber hinaus auch in Nordrhein-Westfalen, im Böhmerwald und sogar im Pazifischen Nordwesten Nordamerikas vor (Wilson et al. 2006, Krahulec et al. 2008). Es ist durchaus denkbar, dass ‚reine' (tetraploide) *P. caespitosa* nur aus diesem einzigen Klon besteht.

Für *P. glomerata* wurden insgesamt drei Klone gefunden (Fehrer et al. 2005), zwei davon lokal und einer weit verbreitet im Oberlausitzer Hügelland, Zittauer Gebirge, Iser- und Riesengebirge (Karte 1). Die Oberlausitzer Populationen des letzteren waren bisher teils als „*Hieracium caespitosum* ssp. *madarum* (Nägeli & Peter) S. Bräut.", teils als *P. glomerata* bestimmt worden. In Kultur verschwanden die morphologischen Unterschiede. Ein einzelner Klon von *P. glomerata* aus dem westlichen Erzgebirge war tetraploid. Die Art konnte ansonsten im Erzgebirge nicht beobachtet werden. Die anderen beiden Klone waren pentaploid; der lokal verbreitete stammte aus dem Riesengebirge und ließ sich morphologisch allenfalls durch längere Ausläufer von dem weit verbreiteten Klon unterscheiden. Die korrekte Bezeichnung dieses Taxons lautet *P. glomerata* ssp. *cymigeriformis* (Nägeli & Peter).

Pilosella floribunda war im gesamten Untersuchungsgebiet mit sechs tetraploiden Klonen vertreten (Karte 1). Vier davon waren nur lokal verbreitet, wohingegen die beiden anderen im gesamten Erzgebirge bzw. im Iser- und Riesengebirge auftraten.

Bei *P. iserana* wurden insgesamt fünf Klone gefunden, die alle tetraploid waren (Karte 1). Einer davon hatte ein ähnliches Verbreitungsgebiet wie *P. glomerata* ssp. *cymigeriformis*. Die anderen vier kamen an verschiedenen Stellen im Erzgebirge vor, zwei davon sogar an derselben Lokalität.

Pilosella piloselliflora wies die größte klonale Diversität auf. Bis auf eine Ausnahme war jede der 12 untersuchten Populationen verschieden von der nächsten, und selbst innerhalb der Populationen fanden sich oft mehrere Genotypen (Fehrer et al. 2005); außerdem kamen insgesamt drei Ploidiestufen (4x, 5x, 6x) bei dieser Art vor. Darüberhinaus war ein Teil der tetraploiden Pflanzen sexuell, während der Rest der tetraploiden sowie alle pentaploiden und hexaploiden Pflanzen apomiktisch waren.

3.2 Mütterliche Vererbung und Kreuzungsrichtung

Die untersuchten *Pilosella*-Arten fielen in zwei Gruppen von Chloroplasten-Haplotypen, die durch eine Reihe von Mutationen voneinander abwichen (Fehrer et al. 2005, 2007b). Einer dieser Sequenzunterschiede betraf eine Längendifferenz von 33 Basenpaaren, der mit Hilfe von RFLP-Analysen leicht unterschieden werden konnte. Abbildung 2 zeigt die Verteilung der beiden Haplotyp-Gruppen auf die untersuchten Arten. Chloroplasten-DNS wird bei Habichtskräutern wie bei den meisten Pflanzen mütterlich vererbt (Birky 2001, Fehrer et al. 2005, Mráz et al. 2005). Daher wurde erwartet, dass die sexuellen Habichtskräuter der morphologischen Serien als Mutterpflanzen der Zwischenarten dienten und der Pollen von apomiktischen Arten stammte. Dies traf auch für *P. floribunda* und teilweise für *P. piloselliflora* zu, jedoch nicht für *P. iserana* und andere *P. piloselliflora*-Populationen, deren Chloroplasten-DNS eindeutig von der apomiktischen Art *P. floribunda* beigesteuert worden sein musste (Abb. 2).

Dazu passten Kreuzungsergebnisse zur Resynthese des Phänotyps dieser Arten. Wurde *P. officinarum* als mütterlicher Elternteil mit *P. iserana* gekreuzt, resultierten zwar Hybridpflanzen mit *P. piloselliflora*-Phänotyp, aber Kreuzungen derselben Mutterpflanze mit *P. floribunda* erbrachten kein Ergebnis. Dies war umso verwunderlicher, da normalerweise keine reproduktiven Barrieren zwischen *Pilosella*-Arten feststellbar sind. Da der Chloroplasten-Haplotyp von *P. floribunda* offensichtlich auf alle fünf Klone von *P. iserana* vererbt worden war, musste zwangsläufig die apomiktische Art als Mutterpflanze gedient haben. Daraufhin wurde die Kreuzungsrichtung umgekehrt und *P. floribunda* mit Pollen von *P. officinarum* bestäubt. Neben einer großen Menge an Nachkommen, die der Mutterpflanze *P. floribunda* entsprachen (also durch Apomixis erzeugt

© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

worden waren), wurden in der Tat zwei Hybridpflanzen mit dem Phänotyp von *P. iserana* gefunden (Fehrer et al. 2005). Damit konnte die aufgrund der Chloroplasten-DNS erschlossene Entstehung von *P. iserana* experimentell belegt werden. Es ist daher naheliegend, dass die zuvor künstlich erzeugten Hybriden mit *P. piloselliflora*-Phänotyp nur den Teil der Populationen widerspiegelten, bei dem die Chloroplasten-DNS von *P. officinarum* als Mutterpflanze erhalten wurde, nicht aber die Populationen aus der reziproken Kreuzung (Abb. 2). Eine morphologische Unterscheidung von *P. piloselliflora*-Individuen aufgrund der Kreuzungsrichtung ist nicht möglich.

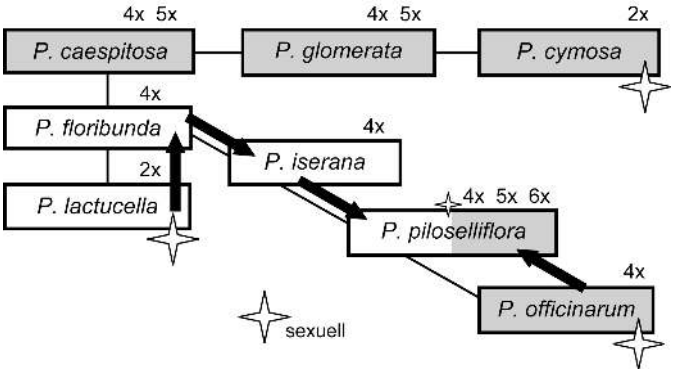


Abb. 2 Mütterliche Vererbung bei den untersuchten Arten. Weiße Kästen bezeichnen den Chloroplasten-Haplotyp *Pilosella* 1, graue *Pilosella* 2. Die schwarzen Pfeile geben den mütterlichen Ursprung der Zwischenarten *P. floribunda*, *P. iserana* und *P. piloselliflora* an. Populationen von *P. piloselliflora* zeigen den einen oder anderen Haplotyp; die restlichen Arten sind einheitlich. Die Arten der oberen Reihe lassen sich mit diesem Ansatz nicht unterscheiden. Für weitere Erläuterungen siehe Legende zu Abb. 1.

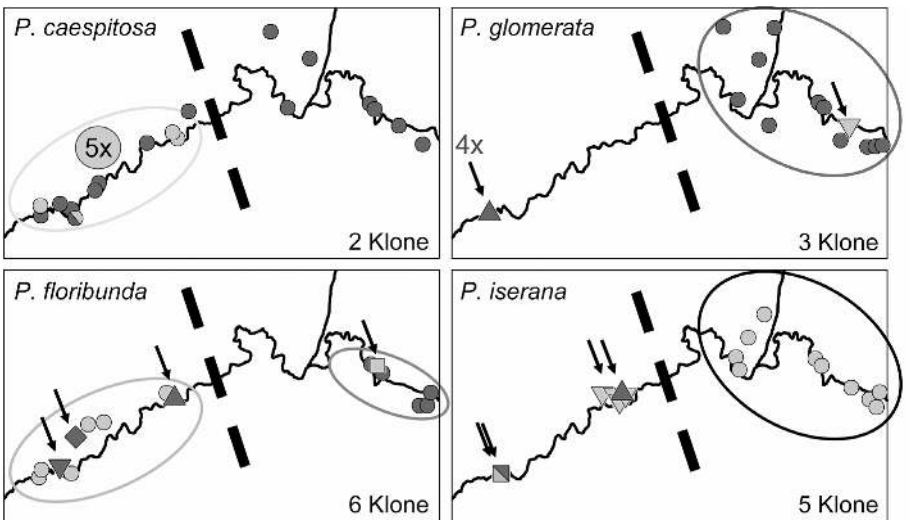
Eine Erweiterung der Analysen der Chloroplasten-Haplotypen auf alle *Pilosella*-Arten im Untersuchungsgebiet (zwei zusätzliche Haupt- und neun weitere Zwischenarten bzw. Hybriden) zeigte, dass in etwa der Hälfte aller Fälle von Hybridursprung der apomiktische Elternteil als Samenpflanze gedient haben musste (Krahulec et al. 2004). Das gleiche Phänomen fand sich auch im Böhmerwald bei *Pilosella*-Populationen mit etwas anderer Zusammensetzung der Arten (Krahulec et al. 2008).

4 Diskussion

Die Untersuchung der klonalen Struktur der apomiktischen Arten ergab große Unterschiede bezüglich der Anzahl und Verbreitung einzelner Genotypen und zeigte, dass die meisten von ihnen mehrfach unabhängig entstanden sind (Fehrer et al. 2005). Nur die Hauptart *P. caespitosa* ist sehr einheitlich, und der tetraploide Klon hat die weiteste Verbreitung, bis hin zu invasiven Populationen in der Neuen Welt. Ähnliches gilt für einen tetraploiden Klon von *P. aurantiaca* (L.) F. W. Schultz & Sch. Bip., der nicht nur im Untersuchungsgebiet und im Böhmerwald, sondern auch in ganz Nordamerika zu finden ist (Krahulec et al. 2008, Loomis & Fishman 2009). Die Zwischenarten *P. glomerata*, *P. iserana* und *P. floribunda* zeigen drei bis sechs verschiedene Klone im Untersuchungsgebiet (Karte 1), wobei sowohl lokale Klone, als auch solche mit weiter Verbreitung gefunden wurden. Die weit verbreiteten sind auf zwei Regionen begrenzt, das Erzgebirge einerseits und das restliche Gebiet andererseits. Dazwischen liegen Elbtal und Elbsandsteingebirge, wo geeignete Habitate für *Pilosella*-Habichtskräuter viel seltener sind. Diese Klone sind vermutlich vor Ort entstanden, was eine ungefähre zeitliche Abschätzung ihres Alters erlaubt, das sich aus der Besiedlungs- und Kultivierungsgeschichte dieser Regionen ergibt: Da in den Gebirgen die

© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

Pilosella-Habitate erst durch menschlichen Einfluss entstanden sind, kann das maximale Alter der Klone, die sich über eine Strecke von jeweils ca. 100 km ausgebreitet haben, auf etwa 600 Jahre angesetzt werden. Die lokalen Klone könnten jünger sein oder aus weniger vorteilhaften Genotypen bestehen, die sich weniger effektiv verbreiten. Im Gegensatz zu den drei Zwischenarten mit weit verbreiteten Klonen ist *P. piloselliflora* in diesem Gebiet offensichtlich eine sehr junge Art, die fortlaufend neu gebildet wird. Dieses Taxon kommt in der Regel zusammen mit beiden Elternarten vor, was bei den anderen Zwischenarten normalerweise nicht der Fall ist. Innerhalb der apomiktischen Arten gibt es also eine deutliche Abstufung, was die Häufigkeit der Entstehung und die zeitliche Einordnung betrifft, von einheitlichen (und älteren) Hauptarten über stabile Zwischenarten bis hin zu jüngeren Hybriden.



Karte 1 Verbreitung der Klone von vier apomiktischen Arten. Der Grenzverlauf des Dreiländerecks dient zur Orientierung. Die Areale der weit verbreiteten Klone sind durch Ovale gekennzeichnet; lokal vorkommende Klone sind durch Pfeile angezeigt. Der gestrichelte Balken entspricht dem Elbtal/Elbsandsteingebirge und deutet eine partielle Isolation an. Nur der tetraploide Klon von *P. caespitosa* kommt in beiden Gebieten vor.

Die Analyse der mütterlichen Vererbung bestätigte nicht nur, dass Apomixis in dieser Pflanzengruppe fakultativ ist, sondern zeigte, dass in der Natur sogar erstaunlich oft Zwischenarten und Hybriden entstehen, deren Mutterpflanze eigentlich apomiktisch ist (Fehrer et al. 2007b). Diese Erkenntnis regte quantitative Untersuchungen über den Fortpflanzungsmodus an, bei denen apomiktische Mutterpflanzen mit Pollen einer sexuellen Art bestäubt und deren Nachkommen analysiert wurden (Krahulcová et al. 2004, 2011). Auch in einem natürlich vorkommenden Hybridkomplex wurde die Fortpflanzungsweise anhand der von den einzelnen Pflanzen gebildeten Samen untersucht (Krahulcová et al. 2009). Alle drei Studien zeigen eine enorme Vielfalt der Reproduktionsmöglichkeiten der Apomikten: Neben normaler Apomixis wurde haploide Parthenogenese als eine weitere Form der asexuellen Fortpflanzung festgestellt. Dabei durchläuft die Eizelle eine Meiose, halbiert dadurch ihren Chromosomensatz, und aus diesem wird parthenogenetisch der Embryo gebildet. Diese Nachkommen zeigen eine große morphologische Bandbreite, da eine Segregation der elterlichen Chromosomen stattfindet. Daneben kommt sexuelle Vermehrung in verschiedenen Formen vor: normale Hybridisierung, bei der beide Eltern die Meiose durchlaufen haben, sowie solche, bei denen mindestens ein Elternteil einen unreduzierten Chromosomensatz weitergegeben

© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

hat. Dadurch entstehen Additionshybriden, also Pflanzen mit höherer Ploidiestufe als beide Eltern. Auch die auf sexuellem Weg erzeugten Nachkommen (Hybriden) zeigen aufgrund von Rekombination eine große morphologische Bandbreite. Der Anteil der durch die verschiedenen Mechanismen erzeugten Nachkommen variiert sehr stark in Abhängigkeit vom Genotyp der Mutterpflanze und (in geringerem Maß) vom Genotyp des Pollen-Donors. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Apomikten, die stabile Populationen bildeten, einen hohen Anteil (mindestens 90 %) apomiktischer und nur einen kleineren Teil anders erzeugter Nachkommen produzieren. Dagegen findet sich bei Apomikten, die keine stabilen Populationen bilden, neben relativ wenigen apomiktisch erzeugten Nachkommen ein hoher und stark variabler Prozentsatz an Polyhaploiden und Hybriden. Während also stabile Apomikten sich erfolgreich ausbreiten können, produzieren unstabilisierte Apomikten eine große Menge an Rohmaterial für die Selektion auf vorteilhafte Genotypen. Dennoch ist der Anteil der in der Natur etablierten Apomikten, die durch gelegentliche sexuelle Reproduktion apomiktischer Mutterpflanzen entstanden sind (Krahulec et al. 2004, 2008, Fehrer et al. 2005), höher als diese experimentellen Untersuchungen vermuten lassen. Dies legt einen möglichen Selektionsvorteil der auf diese Weise entstandenen Genotypen nahe, dessen Ursache jedoch noch unklar ist (Fehrer et al. 2007b).

5 Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Siegfried Bräutigam, der durch sein Interesse an einer molekularbiologischen Bearbeitung der Habichtskräuter einen mittlerweile sehr stark erweiterten Forschungsschwerpunkt initiiert hat. Meinen Průhonicer Kollegen Jindřich Chrtek, Anna Krahulcová und František Krahulec danke ich herzlich für ihre vielfältigen Beiträge, die in diese Arbeit eingeflossen sind. Weitere Informationen über unsere *Hieracium*-Forschung und viele der hier zitierten Arbeiten finden sich auf unserer homepage (http://www.ibot.cas.cz/hieracium/studygroup/index.html). Die den hier präsentierten Ergebnissen zugrundeliegenden Arbeiten wurden finanziell unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Fe512/1-1 an JF), die Grantagentur der Tschechischen Akademie der Wissenschaften (A6005803 an AK, IAA6005203 an FK), die Grantagentur der Tschechischen Republik (206/07/0059 an AK), das tschechische Umweltministerium (VaV/610/3/00 an JC), das Arbeitsamt Bautzen, Geschäftsstelle Görlitz (ABM 2174/99 and 1859/01) und die institutionellen Langzeit-Forschungspläne der Tschechischen Akademie der Wissenschaften (AVOZ6005908, KSK6005114, AVOZ60050516).

6 Literatur

Bicknell, R. A. & A. M. Koltunow (2004): Understanding apomixis: recent advances and remaining conundrums. − Plant Cell **16**, Suppl. S: 228–245

Birky, C. W. Jr. (2001): The inheritance of genes in mitochondria and chloroplasts: laws, mechanisms, and models. − Ann. Rev. Genet. **35**: 125–148

Bräutigam, S. & E. Bräutigam (1996): Determination of the ploidy level in the genus *Hieracium* subgenus *Pilosella* (Hill) S.F. Gray by flow cytometric DNA analysis. − Folia Geobot. Phytotax. **31**, 3: 315–321

− & W. Greuter (2007): A new treatment of *Pilosella* for the Euro-Mediterranean flora [Notulae ad floram euro-mediterraneam pertinentes 24]. − Willdenowia **37**: 123−137

Chrtek, J. Jr, P. Mráz, J. Zahradníček, G. Mateo & Z. Szeląg (2007): Chromosome numbers and DNA-ploidy levels of selected species of *Hieracium* s.str. (Asteraceae). − Folia Geobot. **42**, 4: 411−430

Fehrer, J., R. Šimek, A. Krahulcová, F. Krahulec, J. Chrtek Jr., E. Bräutigam & S. Bräutigam (2005): Evolution, hybridisation, and clonal distribution of apo- and amphimictic species of *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae: Lactuceae) in a Central European mountain range. – In: Bakker, F. T., L. W. Chatrou, B. Gravendeel & P. B. Pelser (Hrsg.), Plant species-level systematics: new perspectives on pattern & process. – Koeltz; Königstein, Regnum Vegetabile **143**: 175−201

−, B. Gemeinholzer, J. Chrtek Jr. & S. Bräutigam (2007a): Incongruent plastid and nuclear DNA phylogenies reveal ancient intergeneric hybridization in *Pilosella* hawkweeds (*Hieracium*, Cichorieae, Asteraceae). − Mol. Phylogen. Evol. **42**, 2: 347−361

© Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz e.V.
http://www.naturforschende-gesellschaft-der-oberlausitz.de
ISSN 0941-0627

–, A. Krahulcová, F. Krahulec, J. Chrtek Jr., R. Rosenbaumová & S. Bräutigam (2007b): Evolutionary aspects in *Hieracium* subgenus *Pilosella*. – In: Hörandl, E., U. Grossniklaus, P. van Dijk & T. Sharbel (Hrsg.), Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives. – Koeltz; Königstein, Regnum Vegetabile **147**: 359–390

Krahulcová, A. & F. Krahulec (1999): Chromosome numbers and reproductive systems in selected representatives of *Hieracium* subgen. *Pilosella* in the Krkonoše Mts (the Sudeten Mts). – Preslia **71**, 3: 217–234

–, F. Krahulec & R. Rosenbaumová (2011): Expressivity of apomixis in *2n + n* hybrids from an apomictic and a sexual parent: insights into variation detected in *Pilosella* (Asteraceae: Lactuceae). – Sex. Plant Reprod. **24**, 1: 63–74

–, S. Papoušková & F. Krahulec (2004): Reproduction mode in the allopolyploid facultatively apomictic hawkweed *Hieracium rubrum* (Asteraceae, *H.* subgen. *Pilosella*). – Hereditas **141**, 1: 19–30

–, O. Rotreklová, F. Krahulec, R. Rosenbaumová & I. Plačková (2009): Enriching ploidy level diversity: the role of apomictic and sexual biotypes of *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae) that coexist in polyploid populations. – Folia Geobot. **44**, 3: 281–306

Krahulec, F., A. Krahulcová, J. Fehrer, S. Bräutigam, I. Plačková & J. Chrtek Jr. (2004): The Sudetic group of *Hieracium* subgen. *Pilosella* from the Krkonoše Mts: a sythetic view. – Preslia **76**, 3: 223–243

–, A. Krahulcová, J. Fehrer, S. Bräutigam & F. Schuhwerk (2008): The agamic complex of *Hieracium* subgen. *Pilosella* in the Šumava Mts.: Its structure and comparison with other regions in Central Europe. – Preslia **80**, 1: 1–26

Loomis, E. S. & L. Fishman (2009): A continent-wide clone: population genetic variation of the invasive plant *Hieracium aurantiacum* (orange hawkweed; Asteraceae) in North America. – Int. J. Plant Sci. **170**, 6: 759–765

Mráz, P., J. Chrtek Jr., J. Fehrer & I. Plačková (2005): Rare recent natural hybridization in the genus *Hieracium* s.str. - evidence from morphology, allozymes and chloroplast DNA. – Plant Syst. Evol. **255**, 3–4: 177–192

Nägeli, C, & A. Peter (1885): Die Hieracien Mittel-Europas, Monographische Bearbeitung der Piloselloiden. – R. Oldenburg, München

Štorchová, H., R. Hrdličková, J. Chrtek Jr., M. Tetera, D. Fitze & J. Fehrer (2000): An improved method of DNA isolation from plants collected in the field and conserved in saturated NaCl/CTAB solution. – Taxon **49**, 1: 79–84

Suda, J., A. Krahulcová, P. Trávníček, R. Rosenbaumová, T. Peckert & F. Krahulec (2007): Genome size variation and species relationships in *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae) as inferred by flow cytometry. – Ann. Bot. **100**, 6: 1323–1335

Wilson, L. M., J. Fehrer, S. Bräutigam & G. Grosskopf (2006): A new invasive hawkweed, *Hieracium glomeratum* (Lactuceae, Asteraceae), in the Pacific Northwest. – Canad. J. Bot. **84**, 1: 133–142

Zahn, K. H. (1921–23): *Hieracium*. In: Engler, A. (Hrsg.), Das Pflanzenreich **4**, 280. – Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Judith Fehrer

Institut für Botanik, Tschechische Akademie der Wissenschaften

Zámek 1

CZ-25243 Průhonice

Tschechische Republik

E-Mail: fehrer@ibot.cas.cz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Naturforschende Gesellschaft der Oberlausitz

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Fehrer Judith

Artikel/Article: Das Abenteuer Habichtskräuter: Molekularbiologische Untersuchungen in der Oberlausitz und angrenzenden Gebieten 43-50